Les Termitamycètes de la République Centrafricaine

par Roger HEIM

■

I.

Les relations entre l'insecte et le champignon

A Tanjore, dans les Indes orientales, en 1779, le naturaliste allemand J. G. König découvrait, pour la première fois semble-t-il, de très petites sphères de nature fongique à l'intérieur des nids de termites, sur des formations cérébriformes auxquelles on a donné plus tard le nom de *meules* ou de *jardins à champignons*, en anglais de *nurseries* ou de *combs*, en allemand de *Pilzgärten* ou de *Pilzkuchen*. Cette observation initiale devait en effet se prolonger par de nombreuses investigations. On sait aujourd'hui que c'est surtout au voisinage de la chambre royale que l'on rencontre ces meules faites d'une matière homogène, légère, constituée de minuscules débris ligneux mastiqués et cimentés par les ouvriers termites. Ces productions, qui n'existent que dans les meules de *Macrotermes*, ont conduit à désigner ceux-ci sous le nom de termites champignonnistes. Les meules, qui ressemblent à des éponges ou à des amandes de noix, forment le support des minuscules protubérances, grosses comme des têtes d'épingles, observées initialement par König, mais bientôt après en Afrique tropicale par l'Anglais H. Smeathman (1781), et qu'on désigne sous les termes de *mycotêtes* en français, de *spheres* en anglais, de *Pilzkügelchen* en allemand.

Un demi-siècle plus tard, en 1847, le cryptogamiste anglais J. Berkeley recevait d'un correspondant de Ceylan un gros champignon de la famille des Agarics à lamelles, qu'il nomma *Lentinus cartilagineus*, et qu'on lui disait être sorti « de la meule des termites, à quatre pieds au-dessous de la surface du sol ». C'est la même espèce de champignon que divers auteurs reçurent depuis, recueillie dans des conditions analogues, de diverses régions d'Insulinde, d'Asie méridionale et d'Afrique Noire, et à laquelle ils appliquèrent des désignations multiples, la classant, selon chacun, parmi les Lépiotes, les Armillaires, les Plutées, les Volvaires, les Flammules, les Entolomes, les Mycènes, les Schulzeries ; mais personne n'avait fait de rapprochement direct et précis entre ce champignon terrestre et les mycotêtes souterraines avant que l'éminent mycologue anglais T. Petch — qui poursuivit une grande partie de sa carrière à Ceylan, comme directeur du célèbre jardin de Peradeniya, œuvre cruciale de la présence britannique comme l'a été Buitenzorg de celle des Hollandais à Java — n'eût apporté à ce propos une contribution décisive. Le premier et remarquable mémoire de T. Petch, paru en 1906, rédigé sur place, à Ceylan, émet l'hypothèse d'une connexion entre les deux formations fongiques que les auteurs, jusque-là, avaient décrites indépendamment, sans suspecter que les premières pouvaient s'appliquer sur les meules à un état mycélien de gros Agarics fréquemment apparus, en Asie méridionale et en Afrique tropicale, sur les nids de macrotermites. La conclusion de Petch était la suivante : « les faits semblent montrer que les *spheres* font partie du mycélium du *Volvaria* (le grand Agaric),

Source MNHN, Paris

mais il n'a pas été possible d'établir expérimentalement les rapports entre ces formes ». En 1906, au cours d'un voyage en Afrique du Sud, le naturaliste F. E. Weiss suspecte cependant l'origine d'une touffe d'Agarics observés sur termitières « résultant certainement de la croissance exubérante du champignon cultivé par beaucoup de termites pour leur nourriture ». C'est en 1913 que Petch, à nouveau, faisant état des magistrales observations de A. Möller (1893) sur les fourmis coupeuses de feuilles et cultivatrices de champignons, propres à l'Amérique du Sud — les *Atta* —, tout en considérant que les études sur les Termes aient été trop infructueuses pour apporter une démonstration à l'hypothèse, admet que le comportement mycophage des champignons des termites ne diffère pas de celui que manifestent les fourmis sud-américaines. Il remarque cependant que « dans aucun cas on n'a établi la preuve d'une relation entre le champignon cultivé par l'insecte (le termite) et une forme supérieure (l'Agaric) ». Et Petch rappelle encore l'existence d'un champignon d'un tout autre groupe, un *Xylaria*, Pyrénomycète trouvé également dans les termitières de Madagascar où Jumelle et H. Perrier de la Bâthie (1907) lui assignaient une étroite parenté avec les prétendues mycotêtes qu'ils y avaient rencontrées. Enfin, J. Bathellier, en 1927, affirmait que le mycélium qui couvre normalement les meules de certains *Termes* d'Indochine appartenait au cycle d'un Basidiomycète, que j'identifiais alors au *Volvaria* de Petch. Ce même auteur établit aussi que la substance des meules provient non pas de matière excrémentielle, mais de la trituration incomplète de substances ligneuses mastiquées puis rejetées par les ouvriers termites. Enfin, il suspecte la croyance en une prétendue culture dirigée par les insectes eux-mêmes en vue d'une utilisation alimentaire supposée, thèse que selon une conviction audacieuse et dans une forme littéraire Maeterlinck avait poétisée et propagée. Les faits avancés par Bathellier ont été par la suite confirmés et développés par P.-P. Grassé, depuis 1937. Ce savant biologiste a en outre parfaitement précisé et distingué les quatre opérations successives conduisant à l'édification des meules : récolte des matériaux ligneux, leur mise en tas et leur transformation en sciure, l'insalivation, enfin le modelage. Le termite mâche, triture et modèle la sciure en boulettes globuleuses dont l'accumulation et la cimentation conduiront à la meule. Il suspecte, comme Bathellier, le bien-fondé de la théorie attribuant au revêtement mycélien, ou aux conidies des mycotêtes dispersées sur la surface des meules, un rôle alimentaire. Pour lui, comme pour Smeathman, les meules sont des nourriceries. Les champignons croissent sur la meule parce que celle-ci constitue un milieu qui leur est favorable. « Tout se passe en dehors de l'intervention intentionnelle de l'insecte. »

Nous avons étudié ce même problème, en mycologue surtout, depuis 1927, et plus particulièrement au cours et à la suite de nos expéditions africaines, de 1938 jusqu'en 1961 ; peu à peu la vérité a paru se préciser grâce à la chance qui nous a servi à diverses reprises, nous conduisant en Afrique tropicale à observer et à recueillir une multitude d'Agarics associés aux termites (fig. 1).

Après avoir démontré, par l'observation et par les cultures pures réalisées au laboratoire (fig. 2, 3, 4), que les mycotêtes étaient les états primordiaux cavernicoles des champignons issant des nids de Termites, que les sphérocystes ou cellules sphériques qui les composent en partie étaient identiques aux éléments constitutifs de ce voile général qui enveloppe dans leur état de jeunesse bien des Agarics, après avoir prouvé que la mycotête s'identifiait à un primordium d'un Macromycète et établi que cette forme souterraine représentait un état-levure adapté à des conditions de milieu très spéciales, nous avons été conduit à assimiler les Agarics croissant sur les nids, en relation directe avec les meules, à un groupe naturel d'espèces diverses mais rattachables à un même genre que nous avons appelé *Termitomyces*. A côté des minuscules formes mycotêtes, toutes identiques, liées aux meules souterraines, les stades ultimes constituant les Agarics terrestres s'associent dans un ensemble relativement très homogène, les différences qui séparent ces diverses espèces tenant en partie à la variabilité quantitative des particularités remarquables communes. Ces champignons, émanations aériennes des mycotêtes cavernicoles, sont reliés à celles-ci par de fins cordonnets, ou pseudorhizes, qui traversent le ciment compact de la termitière, parfois sur une hauteur atteignant

Source MNHN, Paris

deux mètres. Le futur Agaric prend peu à peu son essor au fur et à mesure que le cordonnet s'élève. Au sommet de celui-ci, le chapeau bientôt s'affirme, un mamelon, en son milieu, constitue la pointe perforatrice qui ménagera le passage à ce cordon en érection, et ce dernier, animé dans son élongation d'un mouvement de croissance hélicoïdal, favorisera la montée hors du nid de cette fausse-racine dont l'extrémité fructifère s'épanouira lors de son émersion sous forme de l'Agaric à lamelles de 10 à 30 cm de diamètre, que Berkeley avait reçu de Ceylan il y a plus d'un siècle. Tel est le schéma essentiel de cette étonnante évolution.

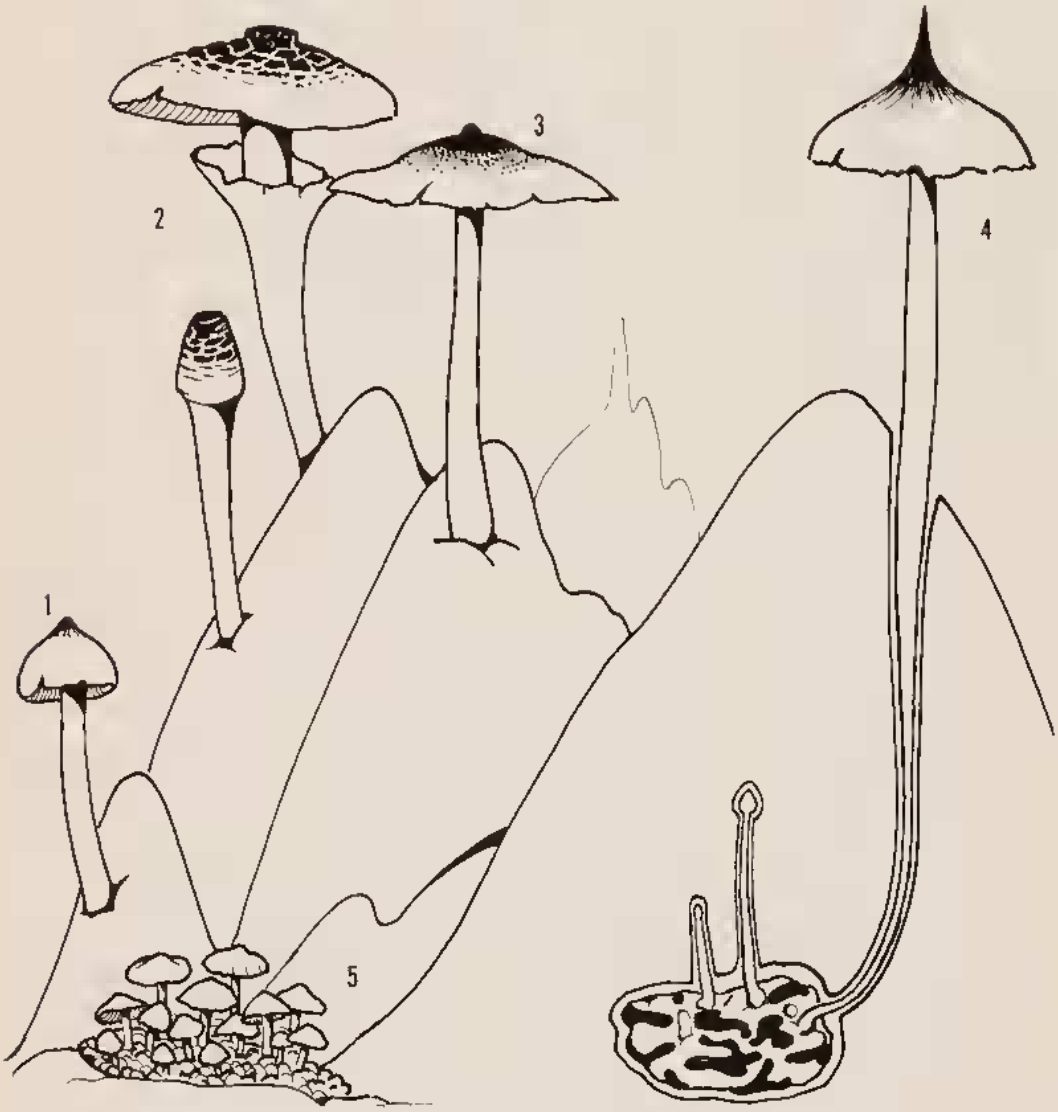

Fig. 1. — Représentation schématique de plusieurs espèces de *Termitomyces* croissant sur termitières, à partir de mycotêtes venant sur les meules.

1 - *Term. striatus* ; 2 - *Term. Le Testui* ; 3 - *Term. mammiformis* ; 4 - *Term. clypeatus* ; 5 - *Term. microcarpus*.

Réduct. : 1 et 2, au 1/4 ; 4 au 1/3 ; 3 et 5, de 1/2.

Source MNHN, Paris

Mais cette théorie est battue en brèche par les observations récentes que nous venons de mentionner. Le génie du termite — j'entends de l'espèce — devient moins évident. Il existe sans doute une puissance collective dont le remarquable aboutissement se manifeste dans les mœurs des fourmis Atta, qui, elles, consomment méthodiquement le gazon mycotique d'une Lépiote, recouvrant les gâteaux de leurs nids, et dont elles répandent la semence. Ici, la réalité de ce fait paraît s'imposer. Mais si le problème posé par les Termites est très différent de ce dernier, il ne met pas moins en évidence, quelle qu'en soit l'explication, deux vérités :

L'une peut être formulée à la gloire de l'espèce, à la force instinctive qui a poussé celle-ci vers les réalisations architecturales et techniques remarquables. On saura, évidemment, parler d'une civilisation termite, de même qu'on magnifie une civilisation assyrienne, par exemple. Ici, encore, c'est la force aveugle, la puissance combative, l'instinct créateur — sans cesse créateur — qui dominent l'activité incessante du monde termite. L'autre peut être mesurée à l'échelle de l'individu, attaché aux règles de la communauté, de même que celle-ci l'est aux lois de l'espèce, et l'espèce aux impulsions acquises du genre. L'individu, lui, est l'esclave, celui qui n'a qu'un droit, travailler sans arrêt, sans repos ; et s'il n'y a pas momentanément utilité à le faire, alors, qu'il continue, selon l'imposition d'une *activité d'occupation*.

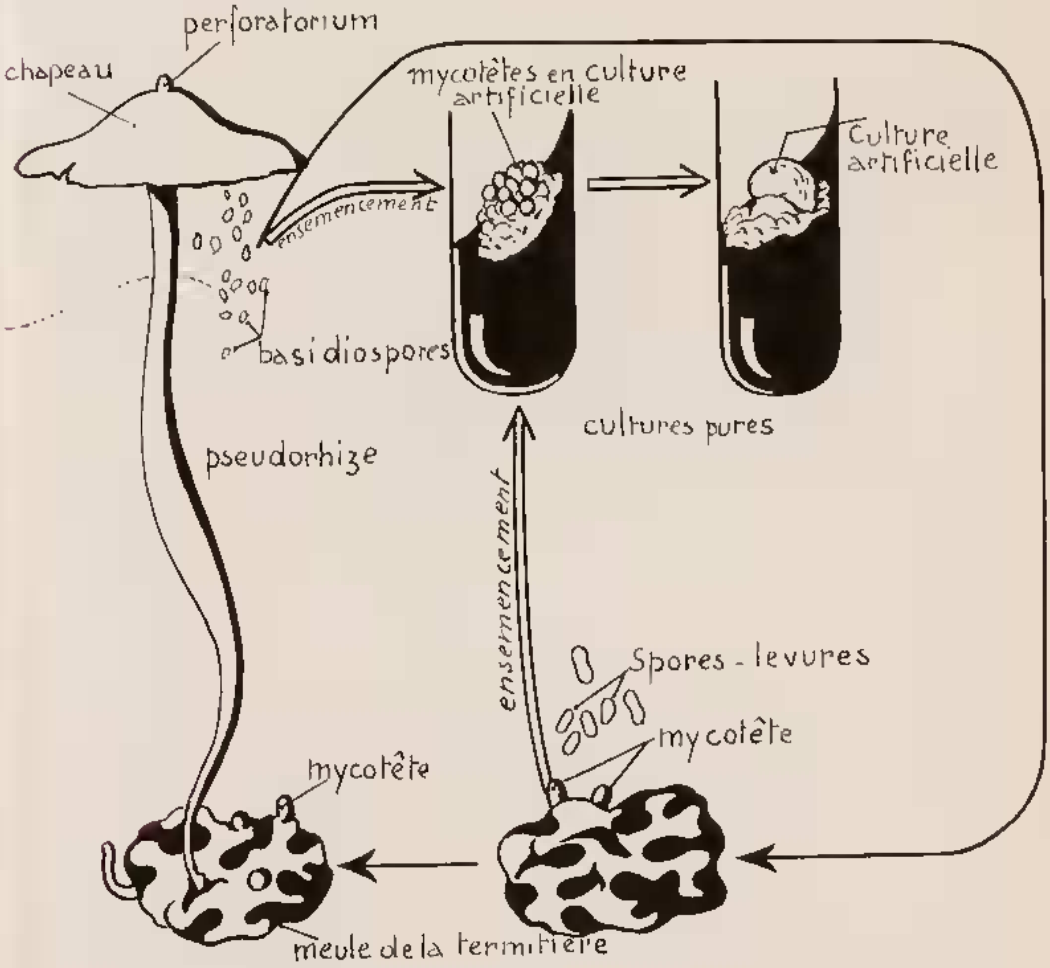

Fig. 2. — Culture au laboratoire d'un *Termitomyces* à partir des basidiospores (ou de la chair) d'un carpophore sauvage, ou à partir des spores-levures des mycotêtes naturelles. Schématisé.

Source MNHN, Paris

Fig. 3. — Culture pure du *Termitomyces striatus* ensemencée le 11-VI-1948, photographiée le 6-VII-1948. A gauche (n° 47), sur milieu de Leonian additionné de 2,5 °/₀₀ de terre de termitière. A droite (n° 618), sur milieu de Leonian additionné de 25°/₀₀ de terre de termitière. (Gros. de 3/2.)

L'individu termite, comme l'individu Atta, d'ailleurs, sont conduits à cette soumission, de même que l'esclave sur les galères, ce qui ne veut pas dire que dans ces immenses citadelles le désir de s'échapper hors de la tâche qu'à tout instant la loi commune impose n'ait pas sa place : le système y pénètre malgré l'attention draconienne des surveillants — les soldats — . Ici, encore, il y a les resquilleurs. Mais il en est comme dans les camps nazis : si plusieurs essaient de se libérer, aucun n'y parvient.

Quant aux rapports entre l'insecte et le champignon, inscrivons-le dans une sorte d'état d'équilibre où l'activité du premier se sert accessoirement du second, où l'action propre à la puissance de développement du végétal acquiert un sens d'antagonisme, mais sans triomphe. Doublement il s'est adapté : au milieu ligneux, au milieu termite. Et celui-ci s'est plié à la présence du champignon. La fructification parfaite du *Termitomyces* marque le succès du champignon sur le termite. Commensalisme ? Saprophytisme ? Symbiose ? Soumission ? Guerre larvée ? Non : cohabitation. Oui, raisonnable : séparation à l'amiable. C'est Lamarck qui a raison. Et quand le Termes disparaît, l'Agaric le suit pour faire place au *Xylaria*, de même que sur le cadavre que la vie a quitté s'abat le vautour. Car le dernier mot n'est ni au termite ni au *Termitomyces*, l'un et l'autre conciliants. Il est au champignon saprophyte. A celui qui demeurera sur cette terre, après nous, et même après le termite.

⁂

L'effet de la profondeur de la meule dans le sol et de l'importance de l'obstacle opposé à la montée du cordonnet expliquerait dans une certaine mesure la physionomie et la taille du champignon. Il est significatif que l'une des espèces de *Termitomyces* (*T. Schimperi*), la plus grande, même gigantesque, ne possède pas de perforatorium nettement différencié : l'épaisseur relative et la constitution anatomique du bombement terminal, son étendue, la puissance même du chapeau, permettent de comprendre la progression inéluctable du champignon naissant et le bouleversement qu'il cause dans les couches de terre sous-jacentes. Par contre, certaines espèces possèdent un long mucron acéré et perforant, comme le *T. mammiformis* au mamelon très différencié, sculpté, obconique, très dur, ou le *T. clypeatus* que les Lissongos de l'Oubangui appellent de façon expressive *mombolokoboloko*, le terme *mboloko* désignant dans cette langue, comme dans d'autres dialectes d'Afrique centrale, le céphalophe de Maxwell, dont les cornes suggèrent une ressemblance avec le long perforatorium acéré qui orne le centre du chapeau de cet Agaric lié aux termitières et aux termites (fig. 1, n° 4).

Source MNHN, Paris

Fig. 4. — Culture pure de *Termitomyces striatus*. A gauche, sur milieu de Leonian additionné de 10 °/₀₀ de terre de termitière. A droite, sur le milieu de Sabouraud (à partir de la chair. (Gros. de 3/2.)

Ajoutons que la valeur de la coupure générique *Termitomyces* ne fait pas de doute. De même que tous les représentants de ce genre sont liés aux termites, tous les champignons associés à ces insectes appartiennent à ce genre dont le faisceau des caractères — nous y reviendrons plus loin — ne s'applique à aucun groupe connu, ce qui explique l'extrême diversité des apparentements que les anciens auteurs assignaient à ces champignons, placés par eux dans les genres les plus variés selon qu'ils s'appuyaient incomplètement sur l'un ou l'autre des caractères physionomiques qu'ils traduisaient.

Ces particularités morphologiques étant mentionnées, quels sont véritablement les rapports qui unissent l'insecte au champignon ?

Notre opinion à cet égard ne s'éloigne guère aujourd'hui de la thèse que nous avons défendue dès 1942, et dont nous rappellerons l'essentiel : « On peut interpréter l'Agaric termitophile comme un commensal gêneur vis-à-vis du termite. La meule est une pièce maîtresse dans l'architecture du nid, une édification utile et délicate, la marque d'un raffinement en l'art de la construction et de l'aménagement dans lequel le termite est passé maître. Mais cette pièce étonnante a son point faible ; elle est faite d'une matière qui convient aux champignons, et c'est la raison pour laquelle ils croissent sur le substratum qu'elle constitue. » Ainsi l'alternative se pose : le termite a-t-il édifié cette meule dans le but de cultiver le champignon et de s'en servir pour son alimentation, de même que le champignonniste cultive la Psalliote dans sa carrière, ou bien cette meule, destinée à une toute autre orientation — l'éclosion de larves sur un milieu homogène et également humide —, s'est-elle ouverte à la conquête d'un champignon adaptable et bientôt adapté à un tel mode de vie ? Plusieurs faits viennent infirmer ceux sur lesquels s'appuient les tenants de la thèse classique anthropomorphique.

Des observations que nous avons renouvelées en Afrique, après Bottomley et Fuller qui les ont mentionnées en Afrique du Sud, nous apportent un argument de valeur : le fait que les termites expulsent hors du nid les mycotêtes liées à l'une des espèces de Termitomyces, le *T. microcarpus*, qui fructifiera à la suite de ce geste, directement sur la terre, ou à peu de profondeur, sur le gâteau mycotique lui-même constitué par l'amas des primordiums. Le geste du termite, ancestralement, a interdit au champignon de se plier en quelque sorte aux nécessités d'une adaptation à la vie double qu'il eût dû mener dans l'obscurité et à la lumière. Ici il n'y a ni longue, ni même courte pseudorhize, et le mamelon perforateur n'apparaît pas (fig. 1, n° 5).

Source MNHN, Paris

D'autre part, P.-P. Grassé et Noirot ont établi que les termites peuvent utiliser comme nourriture la substance même de la meule, et ils ont observé qu'un Macrotermes, le *Sphaerotermes sphaerothorax*, construisait des meules sur lesquelles ne se développera jamais aucun champignon. Dans un autre mémoire, publié en collaboration avec P.-P. Grassé (1950), et propre aux meules et au Termitomyces d'un *Ancistrotermes* africain, nous avons mentionné la variabilité du comportement du termite à l'égard du champignon : parfois l'insecte circule sur la meule où il abandonne son couvain sans se préoccuper du champignon ; parfois, au contraire, le *Termes* attaque les mycotêtes, les pseudorhizes, voire l'Agaric naissant, les mange ; enfin, il peut s'adresser, à de telles fins, à la fois aux champignons et à la substance de la meule.

Ces faits prouvent bien la complexité des problèmes que posent les relations entre l'Insecte et son commensal et les difficultés d'accepter sans de très sérieuses retouches l'opinion classique propre au « Termite, cultivateur de champignons », celle qui donnait à l'instinct une qualité supérieure le hissant au niveau du pouvoir de raisonnement de l'homme et touchant au génie créateur dont ce dernier croit avoir le monopole. En somme, sur le plan philosophique, cette thèse pouvait susciter quelque modestie à l'assurance immodérée de l'espèce humaine. Mais le fait que cette théorie soit quelque peu battue en brèche par des observations récentes laisse intacte une conclusion qui pourrait s'inspirer de beaucoup d'autres arguments.

(*à suivre*)

Fig. 5. — Meule à emboîtement de *Macrotermes*, produisant le *Termitomyces entolomoides* Heim (Congo, 1948). (Gr. nat.)

Source MNHN, Paris